Är samexistens mellan Eucnecosum brachypterum och Arpedium quadrum (Coleoptera, Staphylinidae) beroende av skilda livscykler?

OLA ATLEGRIM

Atlegrim, O.: Är samexistens mellan *Eucnecosum brachypterum* och *Arpedium quadrum* (Coleoptera, Staphylinidae) beroende av skilda livscykler? [Is coexistence between *Eucnecosum brachypterum* and *Arpedium quadrum* (Coleoptera, Staphylinidae) connected to different life cycles?] – Ent. Tidskr. 109: 111–117. Umeå, Sweden 1988. ISSN 0013-886x.

Pitfall trapping together with manual winter sampling made it possible to describe the life cycles of the two dominating species, *Eucnecosum brachypterum* (Grav.) and *Arpedium quadrum* (Grav.), in the ground-living Coleoptera fauna of an alluvial meadow ("raning") close to the river Vindelälven (Västerbotten, Sweden). These two morphologically similar species are probably also ecologically close, e.g. they probably use the same prey.

E. brachypterum laid eggs from late July to early August that produced adults in the autumn. Some teneral adults of *E. brachypterum* were also found in February and March, but the main part of the population overwintered as adults. *A. quadrum* laid eggs from late August to mid November, overwintered as larvae, and produced adults in March to April the following year.

It is concluded that one possibility for the two species to coexist at high densities is the difference in the life cycles that results in a temporal separation of periods with intensive usage of food resources. Another possibility is that the studied populations are not food limited, then coexistence would be possible also without the temporal separation observed.

O. Atlegrim, Dept. of Wildlife Ecology, SLU, S-901 83 Umeå, Sweden.

Inledning

Bland arbeten om kortvingarnas livscykler märks Kasule (1968) och Steel (1970), som beskrivit dessa för 26 resp 40 arter. Fortfarande saknas dock beskrivningar för de flesta kortvingearterna. Av Sveriges 89 omaliin-arter har Steel (1970), utifrån brittiskt material beskrivit livscykeln för 31. Hos de här studerade arterna *Arpedium quadrum* (Grav.) och *Eucnecosum brachypterum* (Grav.) är livscykeln känd endast hos den senare (Steel 1970).

På en strandäng vid Vindelälven ingår dessa båda arter i ett artrikt samhälle av marklevande predatorer, huvudsakligen spindlar, jordlöpare och andra kortvingearter. Samhället rymmer även andra omaliin-arter, bl a av släktena *Eucnecosum, Olophrum* och *Cylletron,* vilka dock förekommer i låg abundans.

A. quadrum och *E. brachypterum* är här de vanligaste skalbaggsarterna med tätheter upp till 40 individer/m^2 (Westerberg & Granström 1977) och torde därför vara bland de viktigaste. Arterna är taxonomiskt närstående, även *E. brachypterum* har tidigare förts till släktet *Arpedium* (Campbell 1984), ungefär likstora, och båda utnyttjar troligen samma födoresurs, dvs hoppstjärtar och småringmaskar. Konkurrens mellan arterna är därför inte otrolig. Jag valde arterna på grund av detta samt den stora betydelse de troligen har i samhället.

Konkurrensens betydelse för insektsamhällenas struktur varierar troligen mellan olika insektsgrupper. Hos rovlevande skalbaggar har i bästa fall svaga eller indirekta bevis på mellanartskonkurrens visats (Lawton & Hassel 1984). Strong (1983) anser att omvärldsfaktorer, biotiska (predation/parasitism) och abiotiska (väder), håller flertalet rovlevande insekter på en så låg populationsnivå att resurstillgången inte blir begränsande och därför uppstår ingen konkurrens. Den Boer (1980), som studerat jordlöpare, menar att taxonomiskt närstående arter också är ekologiskt

Tab. 1. Antal individer av *Arpedium quadrum* och *Eucnecosum brachypterum* av olika kön och mognadsgrad insamlade på strandängen vid Vindelälven vid kompletterande provtagning under februari till maj. Insamlingsmetod anges som: (H) håvning, (M) markprov och (P) handplockning på snö.

No. of individuals of *Arpedium quadrum* and *Eucnecosum brachypterum* of different sex and degree of maturation collected on the alluvial meadow by manual sampling from February to May. Methods used were: (H) water netting, (M) ground sampling and (P) manual sampling on snow.

Datum & metod Date & method		Antal/No. Juvenila/ Tenerals	 Mogna/ Mature
A. quadrum			
76–03–03	P	1♀	0
76–04–06	P	1♀	0
76–05–03	P	1♀	0
79–03–30	H	2♂ 2♀	5♂ 12♀
82–03–10	M	2♂ 2♀	3♂ 7♀
83–04–09	P	9♂ 3♀	14♂ 16♀
E. brachypterum			
82–02–24	M	6♂ 7♀	5♂ 3♀
82–03–10	M	2♂ 2♀	4♂ 2♀
83–04–09	P	0	1♀

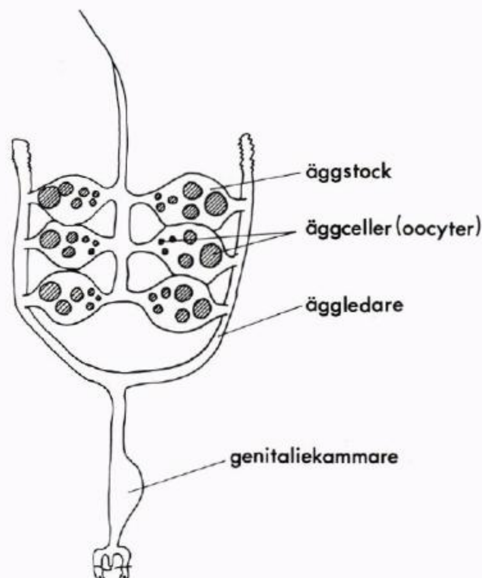


Fig. 1. Skiss av de honliga könsorganen hos kortvingarna *Eucnecosum brachypterum* och *Arpedium quadrum*.

Schematic illustration of female genital parts of *Eucnecosum brachypterum* and *Arpedium quadrum*.

närstående och därför ofta återfinns på samma lokaler, dvs arterna lever tillsammans p g a samma miljökrav.

Vid höga tätheter, som i fallet med de här studerade arterna, är det tänkbart att brist uppkommer i någon eller några av de resurser som arterna gemensamt utnyttjar, varvid konkurrens mellan arterna kan uppkomma. Någon form av nischseparering torde då bli en förutsättning för samexistens. En möjlighet är att ett i tiden separerat resursutnyttjande hos *E. brachypterum* och *A. quadrum* kan föreligga p g a skilda livscykler. I denna uppsats beskriver jag därför de båda arternas livscykler m avs på eventuella skillnader som kan vara nischseparerande.

Områdesbeskrivning

De studerade populationerna av *A. quadrum* och *E. brachypterum* är från en geolitoral strandäng (raning) vid Vindelälven nära Sirapsbacken, Hällnäs ca 85 km NV Umeå (64°22′ N, 19°30′ E). Vegetationen domineras av *Calamagrostis canescens* med inslag av *C. purpurea, Deschampsia caespitosa* och på fuktigare ställen *Carex* spp (Westerberg & Granström 1977). Området är normalt snötäckt från slutet av oktober till början av maj.

Genom ett dike står strandängen i förbindelse med älven. Under snösmältningen översvämmas ängen delvis, för att därefter under en kort period vara mer eller mindre fri från vatten (Nilsson 1986). Älven stiger därpå för att under juni vanligen översvämma strandängen. När vattnet sjunkit undan är ängen fuktig, därefter torkar den successivt ut under sommaren (juli–augusti). Hösten (september–oktober) innebär en våtare period fram tills snön lagt sig.

Material och Metod

Fenologi

Undersökningen baserar sig främst på ett fallfällematerial från 1975–1977 omfattande endast den snöfria delen av året (juni/juli–oktober/november). Plastburkar, diameter och djup 70 mm, var nedgrävda i marken så att kanten var i jämnhöjd med marknivån. Etylenglykol (50 %) med tillsats av vätmedel har använts som fångst- och konserveringsmedel. Fällorna var utsatta på mark som ej

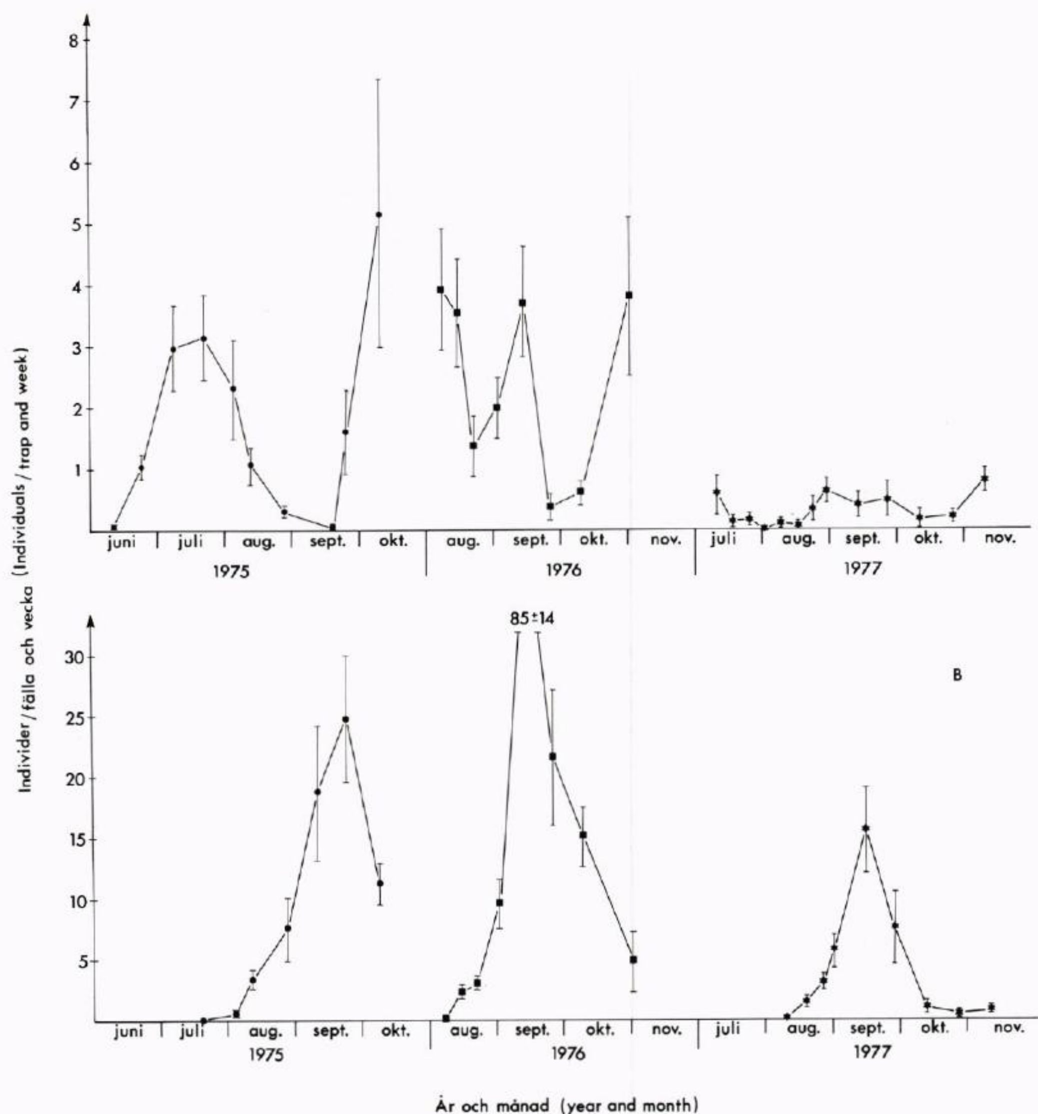


Fig. 2 A–B. Säsongsvariation i fångstfrekvens av imagines i fallfällor på strandängen vid Vindelälven 1975–1977. För varje vittjningstillfälle anges medelvärde och SE [$\bar{x} \pm \sqrt{(s^2/N)}$, N = antalet fällor]. – A. *Eucnecosum brachypterum*. – B. *Arpedium quadrum*, siffror vid bruten linje $\bar{x}$ ±SE.

Seasonal variations in the trapping frequencies of adults in pitfall trapping on the alluvial meadow 1975–1977. Numbers are given as mean and SE [$\bar{x} \pm \sqrt{(s^2/N)}$, N = no. of traps]. – A. *E. brachypterum*. – B. *A. quadrum*, numbers at broken line give $\bar{x}$ ±SE.

översvämmades, i 3 rader med fällavstånd 3 meter. Under juni till början av augusti vittjades fällorna varje vecka och därefter varannan vecka resterande delen av fångstperioden. Antalet fällor var under 1975 13 st, under 1976 och 1977 14 st. De hade ingen dränering eller någon typ av tak.

Viss kompletterande provtagning utfördes under vintermånader åren 1976, 1979, 1982 samt

1983. Här användes tre olika metoder (Tab. 1). (1) Förna och tuvor insamlades genom att snön skottades undan ner till marknivån. Lös förna sållades med förnasåll. Därefter hackades *Calamagrostis*-tuvor och det översta förnalagret loss med yxa. Förnamaterialet och tuvorna togs in och lades var för sig i Tullgrentrattar tills de torkat helt. (2) Vid högvatten insamlades driftmaterial med vattenhåv och bearbetades för hand. (3) Under varma dagar i mars till maj uppehöll sig arterna på snön, där de plockades direkt.

Studier av honans könsorgan

Äggläggningsperioder bestämdes genom dissektion av spritkonserverade honor fångade vid olika tidpunkter på året varigenom könsorganens utvecklingsstadium fastställdes. Totalt dissekerades 275 honor av *E. brachypterum* och 237 honor av *A. quadrum* under stereomikroskop i 70 % alkohol. Följande indelning användes (terminologi i Fig. 1): (1) **Omogen:** hela genitalieapparaten ljus till färgen, äggledare kan vara av olika längd men inga oocyter synliga. (2) **Tidig utveckling:** äggledarna välutvecklade, basalt finns i slutet av äggstockarna början till oocyter (små vita klumpar). (3) **Sen utveckling:** oocyterna har "vandrat" ner längs äggstockarna; oocyterna ligger som ett pärlband från äggstockarnas öppning i äggledarna och inåt i äggstockarna; äggstockarna har mörknat något och strukturer syns i dem. (4) **Med ägg:** oocyterna i äggstockarna har svällt till mörkbruna ägg och hela genitalieapparaten har mörknat. (5) **Ägg lagda:** hela genitalieapparaten mörkt brun; övre delen av äggstockarna skrumpnad och nedre delen, vid äggledarna, mörkt brun.

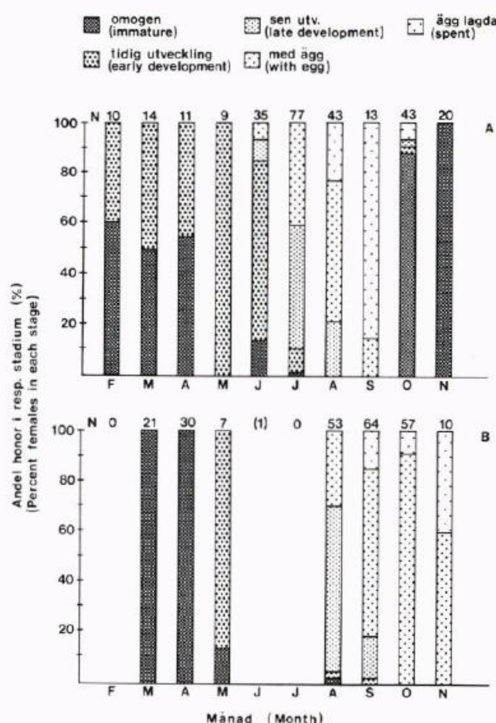


Fig. 3 A–B. Säsongsvariation i andel adulta honor i de 5 urskilda stadierna av de honliga könsorganens utveckling, från februari till november. Samtliga honor härrör från den studerade strandängen, 1975–1977, 1979, 1982 samt 1983, och det totala antalet dissekerade honor anges ovanför varje stapel (N). – A. *Eucnecosum brachypterum*. – B. *Arpedium quadrum*, material saknas från februari och juli, den enda honan från juni var i tidig utveckling.

Seasonal variation in the proportion of adult females in each of the 5 female genital developmental stages recognized, from February to November. All females are from the alluvial meadow studied, 1975–1977, 1979, 1982 and 1983, and the total no. of females dissected each month is given by N at the top of each vertical bar. – A. *E. brachypterum*. – B. *A. quadrum*, no material was available from February or July, a single female from June was in early development.

Resultat

Fenologi

E. brachypterum fångades i fallfällorna från juni till november, med markerade fångsttoppar i månadsskiftena juli/augusti och oktober/november (Fig. 2 A). Under 1977 fångades ovanligt få exemplar. Toppen i oktober/november utgjordes till största delen av nykläckta ännu ej utfärgade djur. Sådana djur hittades även i februari och mars (Tab. 1).

A. quadrum har i fallfällorna fångats från juli till november, med markerad fångsttopp i månadsskiftet september/oktober (Fig. 2 B). Nykläckta, outfärgade individer hittades från mars till början av maj (Tab. 1).

De honliga könsorganens utveckling

Under februari till maj var *E. brachypterum*-honorna omogna eller i tidig utveckling (Fig. 3 A). Det dominerande stadiet under juni var tidig utveckling och under juli sen utveckling. Andelen äggbärande honor ökade i augusti och var då det

dominerande stadiet samtidigt som de första honorna med äggen lagda började uppträda. Detta stadium blir det dominerande i september. I oktober och november var de flesta honorna outfärgade och omogna.

Hos *A. quadrum* var alla dissekerade honor från mars och april omogna (Fig. 3 B). I maj var tidig utveckling det dominerande stadiet. Från februari och juli saknas material. Den enda honan från juni var i tidig utveckling. I augusti var de flesta honorna under sen utveckling eller äggbärande. I september uppträdde de första honorna som lagt sina ägg. Största andelen äggbärande honor fanns i oktober, och dessa dominerade i november tillsammans med honor som lagt sina ägg.

Diskussion

Livscykler

Vid månadsskiftet juli/augusti, då ca hälften av honorna var äggbärande och antalet djur i fallfällorna var högt, torde *E. brachypterum* ha genomfört parning och äggläggning (Fig. 2 A, 3 A). Larverna utvecklades troligen under hösten och förpuppade sig. Täthetstoppen vid månadsskiftet september/oktober, som huvudsakligen utgjordes av nykläckta outfärgade individer, tyder på att *E. brachypterum* övervintrade som imago (Fig. 2 A). Sent lagda ägg utvecklas troligen långsammare och kläcks sent på hösten (november). Även om en försenad ägg- och larvutveckling (se nedan) kan innebära att det vuxna stadiet inte nås förrän december till mars, torde huvuddelen av populationen ha övervintrat som imago.

Steel (1970) studerade *E. brachypterum* i Englands bergsområden. Han fann adulter året om, medan larver förekom från augusti till tidigt i oktober. Puppor fanns från början av september till november. Steel (1970) sluter sig till att adulter utvecklas från mitten av september till november.

Detta stämmer i huvudsak överens med resultaten av min undersökning. Tänkbart är dock att vårt klimat försenar utvecklingen så att en del individer blir vuxna först i mars. Februari och större delen av mars täcks inte in i Steels undersökning.

Fångsttoppen av *A. quadrum* tillsammans med det höga antalet äggbärande honor under oktober tyder på att huvuddelen av populationen parar sig under denna period (Fig. 2 B, 3 B). Det förefaller troligt att ägg lagda under hösten producerar larver som övervintrar. Förpuppning sker troligen i februari–mars året därpå och kläckning huvudsakligen under mars–april. Imagines, både utfärgade och outfärgade, observerades i stort antal på snön under mars och april månad. Under juni och juli har inga eller endast enstaka individer fångats. Detta tyder på att arten under denna period är inaktiv och förmodligen genomgår en viloperiod, troligen diapaus, nedgrävd i marken.

Staphylinidernas livscykler har klassificerats på ett par olika sätt. Steel (1970) anser att de brittiska omaliin-arterna är univoltina och kan indelas i två grupper: arter som lägger ägg tidigt på sommaren och arter som lägger ägg sent på hösten.

Kasule (1968) som undersökt ett flertal kortvinge-taxa menar att indelningen bör ske utifrån artens larvperiod, vilket ger 4 olika typer av livscykler: (1) sommarlarver med äggläggning på våren, (2) vinterlarv med äggläggning från slutet av sommaren till mitten på hösten, där den nya generationen kommer fram tidigt följande år, (3) arter med larver under större delen av året, vilket också gäller parning och äggläggning samt, (4) arter med höst- och vinterlarv.

Sistnämnda typ fann Kasule endast hos *Stenus impressus* Germ., hos vilken äggläggningen sker från slutet av juli till början av oktober. Kasule menar att ägg som läggs tidigt genomgår en snabb utveckling och producerar nya imagines i oktober (höstlarv). Ägg som läggs senare skulle ge upphov till vinterlarver. Enligt Kasules (1968) indelning, dvs utifrån larvperioden, borde *E. brachypterum* tillhöra samma typ som *S. impressus*, dvs art med höst- och vinterlarv.

Livscykeln hos *A. quadrum* liknar den av Steel (1970) beskrivna livscykeln för *Hapalarea floralis* (Payk.). Han fann att nykläckta individer åt kraftigt i början av året (maj) för att sedan gräva ner sig och vila (diapus) till september. Efter uppvaknandet åt individerna igen varefter parning inleddes, med äggläggning i oktober. Arten övervintrade på larvstadiet och förpuppade sig tidigt nästkommande år. *A. quadrum* kan enligt ovan definieras som art med vinterlarv (Kasule 1968), resp art som lägger ägg sent på hösten (Steel 1970).

Samexistens mellan A. quadrum *och* E. brachypterum

De här studerade arternas livscykler skiljer sig åt på ett par väsentliga punkter (Fig. 4). Tiden för äggläggning, vilken sammanfaller med fångsttoppar i fallfällorna, är åtskild. Övervintring sker hos

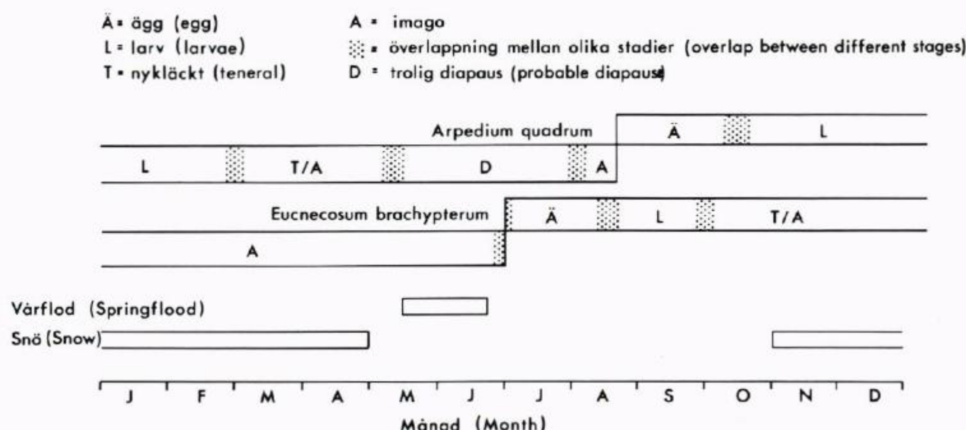


Fig. 4. Sammanfattning av livscyklerna hos de båda studerade omaliin-arterna *Eucnecosum brachypterum* och *Arpedium quadrum* på strandängen vid Vindelälven.

Main features of the life cycles of the two studied species *E. brachypterum* and *A. quadrum* on the alluvial meadow close to the river Vindelälven.

E. brachypterum huvudsakligen som imago medan *A. quadrum* övervintrar som larv. *A. quadrum* genomgår en viloperiod, ev diapaus, under juni och juli. Denna viloperiod sammanfaller delvis med *E. brachypterums* äggläggningsperiod (Fig. 4).

Enligt Steel (1970) som odlat omaliiner från larv till imago, äter nykläckta imagines hos de flesta arterna till en början för att sedan vila, ev i reproduktiv diapaus. Även under larvutvecklingen och strax före parningen torde individerna inta extra mycket föda och lägga upp energireserver.

Om detta stämmer kan följande tolkning av förhållandet mellan *A. quadrum* och *E. brachypterum* vara rimlig. Under juli lägger *E. brachypterum* upp sin energireserv inför parning medan *A. quadrum* ligger i vila (Fig. 4). Äggläggning hos *E. brachypterum* sammanfaller med uppläggning av energireserver inför parning hos *A. quadrum*. Arterna övervintrar i olika stadier, *E. brachypterum* huvudsakligen som imago och *A. quadrum* som larv. Under våren då *A. quadrum* kläcker till imago har redan större delen av *E. brachypterum* populationen nått detta stadium. Detta tyder på att de faser i utvecklingen som, enligt Steel (1970), kräver extra födointag tidsmässigt skiljer sig mellan arterna.

En sådan nischseparering i tiden kan vara ett evolutionärt resultat av tidigare samlevnad under konkurrens, men kan lika gärna ha uppkommit helt oberoende hos båda arterna (jfr Conell 1980, Den Boer 1980). Det är också möjligt att de årliga översvämningarna av ängen innebär en störning av samhället. Är det så att när de översvämmade markerna varje år torrläggs öppnas områden med oexploaterade resurser som de båda omaliin-arterna kan utnyttja? Sådana störningar kan, enligt Pianka (1981), vara viktiga för samhällens struktur och funktion, samt relationerna mellan arterna i samhället. Temporära förändringar kan periodvis också ändra de relativa konkurrensmöjligheterna mellan arter och möjliggöra deras samlevnad (Pianka 1981).

Ytterligare studier av *E. brachypterum* och *A. quadrum* bör inriktas på vilka resurser och hur mycket av dem som arterna utnyttjar. Även förekomsten och fördelningen av arternas resurser behöver registreras. Larvernas roll i relationen mellan arterna bör studeras Det är också av vikt att fastställa om de här studerade arterna vid vissa tidpunkter i sin livscykel ökar sitt resursutnyttjande såsom Steel (1970) beskrivit för andra omaliinarter.

Jag vill tacka Anders Nilsson som artbestämt fallfällematerialets skalbaggar och ställt det till förfogande för detta arbete. För värdefull kritik och diskussion av manus vill jag tacka Kjell Sjöberg och speciellt Anders Nilsson samt icke namngiven referent.

Litteratur

Den Boer, P. J. 1980. Exclusion or coexistence and the taxonomic or ecological relationship between species. – Netherl. Journ. Zool. 30(2): 278–306.

Campbell, J. M. 1984. A revision of the North American Omaliinae (Coleoptera: Staphylinidae). The genera Arpedium Erichson and Eucnecosum Reitter. – Can. Ent. 116: 487–527.

Conell, J. W. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. – Oikos 35: 131–138.

Kasule, F. K. 1968. Field studies on the life-histories of some British Staphylinidae (Coleoptera). – Trans. Soc. Brit. Ent. 18(IV): 49–80.

Lawton, J. H. & Hassell, M. P. 1984. Interspecific competition in insects. – In: Huffaker, C. B. & Rabb, R. L. (eds.). Ecological entomology: 451–495. New York (John Wiley & Sons).

Nilsson, A. N. 1986. Community structure in the Dytiscidae (Coleoptera) of a northern Swedish seasonal pond. – Ann. Zool. Fennici 23: 39–47.

Pianka, E. R. 1981. Competition and niche theory. – In: May, R. M. (ed.) Theoretical Ecology: 167–196. London (Blackwell Scientific Publications).

Steel, W. O. 1970. The larvae of the genera of the Omaliinae (Coleoptera: Staphylinidae) with particular reference to the British fauna. – Trans. R. Ent. Soc. Lond. 122(1): 1–47.

Strong, D. R. 1983. Natural variability and the manifold mechanisms of ecological communities. – Amer. Nat. 122: 636–660.

Westerberg, D. & Granström, U. 1977. Jämförelser av fångster från fallfällor, fönsterfällor och dammsugningsprovtagning av spindlar (Araneida) och stritar (Cicadoidea). – SNV PM 845.

Nordisk litteratur om skinnbaggar

Sandhall, Å. & Ossiannilsson, F. 1985. *Skinnbaggar, bladlöss och andra småinsekter*. 94 sid. Interpublishing, Stockholm. Pris ca 120 SKr.

Detta är den sista i den långa rad av naturguider som behandlar insekter och spindeldjur, och där Åke Sandhalls utmärkta bilder förenats med en oftast lika utmärkt text av olika specialister. I föreliggande volym behandlas mycket kortfattat olika småordningar: hoppstjärtar, trevfotingar, larvborstsvansar, fjällborstsvansar, termiter, spinnfotingar, stövsländor, löss, tripsar och loppor. Här svarar Sandhall även för texten.

Huvuddelen av boken ägnas åt skinnbaggar och växtsugare och här är texten av vår välkände specialist på dessa djur prof. Frej Ossiannilsson. Alla viktigare familjer och motsvarande grupper behandlas på ett kortfattat men mycket informativt och trevligt sätt. De olika gruppernas utseende, biologi och ev skadegörelse beskrivs oftast med mycket väl valda exempel. Bildurvalet och bildkvalitén är mycket bra och även om denna bok inte är tänkt som en bestämningsbok kan man med en ringa grad av osäkerhet bestämma sina djur till familj åtminstone beträffande skinnbaggarna. Stritarna är väl något underrepresenterade i detta hänseende, i varje fall bildmässigt.

Boken utgör ett trevligt och bra tillskott till vår magra litteratur om dessa trevliga djur. I och med föreliggande volym har Sandhalls bokserie behandlat samtliga i Europa förekommande insektsordningar. Recensenten delar författarnas förhoppning att boken skall locka till vidare upptäcktsfärder i naturen.

Norske Insekttabeller. Nr. 4. Solem, J. O. *Bestemmelsesnøkkel til norske buksvømmere* (*Corixidae, Hemiptera, Heteroptera*). 20 sid. 1984. Nr. 5. Hågvar, S. *Norske breiteger. Overfam. Pentatomoidea*. 15 sid. 1984. Nr. 8. Gjerde, H. & Hågvar, S. *Vannteger unntatt buksvømmere* (*Corixidae*). 7 sid. 1985. Norsk Entomologisk Forening, Oslo. Pris (för medlemmar) NKr 15:–/st.

Häftena ingår i den serie Norske Insekttabeller som började utges 1982 av Norsk Entomologisk Forening och som hittills utkommit med 12 nummer. Häftena om skinnbaggsgrupperna har enkla, illustrerade nycklar till familjer och alla norska arter. Häftena om buksimmare och bärfisar m fl har också tabeller över landskapsutbredningen i Norge. Häftet om övriga vattenskinnbaggar saknar helt utbredningsuppgifter, vilket är litet synd.

Begränsningen till den norska faunan gör givetvis att flera svenska arter inte finns med. Detta bör dock inte hindra att den som vill börja studera skinnbaggar kan ha god hjälp av dessa prisbilliga häften. Särskilt användbart är därvid häftet om buksimmare.